

Die Nostoccolonien im Thallus der Anthoceroteen.

Von **H. Leitgeb.**

(Mit 1 Tafel.)

Durch die Untersuchungen *Janczewski's*¹ wurde die wahre Natur der im Laube von *Anthoceros*, *Blasia* und anderer Lebermoose vorkommenden dunkelgrünen Kugeln, die früher als Brutknospen gedeutet wurden, vollkommen klar gelegt. Speciell für *Anthoceros* zeigte *Janczewski*, dass die beweglichen Nostocfäden durch die Spaltöffnungen, welche an der Unterseite des Thallus vorkommen, eindringen. Spaltöffnungen, in welchen sich kein Nostoc angesiedelt hat, nehmen in Folge der Streckung des Thallus sehr an Grösse zu, es wird dabei aber der der Athemböhle entsprechende Interzellarraum immer flacher und flacher. Es bildet sich in Folge dessen an der Thallusoberfläche eine flache Grube, deren Rand durch Zellen begrenzt wird, die durch unregelmässige Theilungen der beiden ursprünglichen Schliesszellen entstanden sind, während die Grube selbst von den Zellen (und deren Nachkommenschaft) ausgekleidet wird, die ursprünglich die „Athemböhle“ umgrenzten. Es wird also durch die Streckung des Thallus die „Athemböhle“ gewissermassen flach ausgezogen, erscheint so Anfangs als flache Mulde in der Thallusoberfläche und wird später ganz unkenntlich, wozu selbstverständlich der dichte Rhizoidenfilz, der an älteren Thallustheilen sich in so reichem Masse entwickelt, nicht wenig beiträgt, und dies um so mehr, als auch die nun oberflächlich gelegenen Wandzellen des Interzellarraumes zu Rhizoiden auswachsen können.

Ist aber ein Nostocfaden eingedrungen, so schliesst sich die Spalte durch Turgescenz der Schliesszellen, der eingekrochene

¹ Botan. Zeitung 1872, Nr. 5, wo auch die einschlägige Literatur zusammengestellt ist.

Faden entwickelt sich zu einer kleinen Colonie, welche Fortsätze zwischen die benachbarten Zellen treiben, und so eine gewisse Portion des Thallus intercellular durchwuchern soll.

Da nun im Thallus von *Anthoceros laevis* sich nirgends Intercellularräume finden, so müssten solche von den fortwachsenden Nostoeschnüren erst gebildet, das heisst, die ursprünglich fest aneinander schliessenden Zellen durch selbe auseinander gedrängt werden, ein Vorgang, der um so schwieriger zu verstehen wäre, als der Nostocfaden sich ja durch Theilung aller seiner Zellen und nicht bloss durch Spitzenwachsthum verlängert. Es wäre bei diesem Vorgange weiters auffallend, warum die Nostoccolonien so scharf umgrenzte Kugeln darstellen, wobei noch zu bemerken ist, dass die ihnen ringsum angrenzenden Thalluszellen als eine selbstständige, aus kleineren und flachgedrückten Zellen bestehende Schicht deutlich genug hervortreten.

Bei meinen Untersuchungen über die Anthoceroteen wurde ich auch auf ein genaueres Studium der besagten Gebilde geführt, und gebe im Nachstehenden die wesentlichsten Resultate bekannt.

Die Spaltöffnungen am Thallus von *Anthoceros* entstehen, wie schon Janzewski angibt, dicht hinter dem Scheitel. Die beiden Schliesszellen sind Schwesterzellen einer Mutterzelle, haben also dieselbe Entstehung wie die Spaltöffnungen an der Kapsel und wie die der Gefässpflanzen, sind aber dadurch wieder von den Spaltöffnungen der Marchantiaeeen und Riccien¹ unterschieden.

¹ Die Riccien besitzen, wie schon Corda behauptet, Spaltöffnungen. Es führt ein ganz allmäliger Übergang von den einfach nach aussen mündenden Intercellularräumen, wie bei *R. glauca*, zu solchen Formen, wo sie ganz wie bei den Marchantiaceen gebaut sind. Sie fehlen auch der *R. fluitans* nicht, wo sie die Mündungen der weiten Lufträume darstellen. Hier ist die Spalte meist von 4 Schliesszellen umgeben, welche, wie bei den Marchantiaceen durch (in Beziehung auf die Spalte) tangente Theilung gewöhnlicher Oberhantzellen entstehen. Ebenso ist es bei *R. natans*, wo die in mehreren Lagen übereinander liegenden Lufträume häufig auch noch unter sich durch kleine Intercellularräume, die in der einschichtigen Scheidewand sich bilden, in Communication stehen. In allen diesen Fällen sind sie luftführend und somit wahre Athmungsorgane.

In dem Stadium der Spaltenbildung sind die Schliesszellen immer ungetheilt, und zeigen sich in einigen Fällen auch an etwas älteren Thallustheilen in gleicher Weise (Fig. 2). Meist aber erleiden sie bald nach Bildung der Spalte zahlreiche secundäre Theilungen (Fig. 1, 3), wobei die noch später eintretende Zellstreckung und die dadurch bewirkte gegenseitige Verschiebung der Zellen zur Folge haben, dass sie in ihrer Umgrenzung nicht mehr erkannt werden können und es den Anschein hat, als ob mehrere gleichalterige Schliesszellen vorhanden wären.

Der der Athemhöhle der Luftspalten entsprechende Inter-cellularraum ist vom Anfange an mit einem hyalinen Schleim erfüllt, und könnte vielleicht am besten als „Schleimhöhle“ bezeichnet werden, wie es auch vielleicht zweckmässig wäre, diese Schleim secernirenden Spaltöffnungen, entsprechend den Ausdrücken: Luftspalten, Wasserspalten, als „Schleimspalten“ zu bezeichnen. Ich möchte auch glauben, dass in der Schleimsecretion die physiologische Bedeutung dieser Gebilde liegt, welche hier anstatt der fehlenden Keulenhaare, die bei anderen Lebermoosen durch ihre Secretion den Scheitel in Schleim einhüllen, derselben Function vorstehen. Wir werden es darnach auch verständlich finden, warum die Spaltöffnungen, sobald sie in grössere Entfernung vom Scheitel zu liegen kommen, in dieser Weise zu functioniren aufhören und auf die oben beschriebene Art undeutlich werden, wozu, wie ebenfalls schon erwähnt, noch der Umstand beiträgt, dass der dichte Rhizoidenfilz eine genauere Beobachtung der Thallusoberfläche kaum erlaubt. Dies gilt vorzüglich für *Anthoceros*. Bei *Nothotylus* erreichen die Spalten eine viel bedeutendere Weite ¹ und bleiben häufig auch an älteren Thallustheilen erhalten, wo dann die Spalte wie der unter ihr liegende Inter-cellularraum mit heterogenen Körpern aller Art (anorganischen Massen, Diatomaccen etc.) erfüllt erscheint.

Bei den Arten der Gattungen *Anthoceros* und *Nothotylus* kommen die Spaltöffnungen nur an der Ventralseite des Thallus zu; bei *Dendroceros* finden sie sich an beiden Seiten: sie stehen hier zu beiden Seiten der stark entwickelten Mittelrippe, wo diese

¹ Z. B. 0.05 Mm. Längen- und 0.018 Mm. Breitendurchmesser oder 0.039 Länge und 0.024 Breite.

in die einschichtige Thallusfläche übergeht. Da die Mittelrippe an der Dorsalseite schwach concav, an der Ventralseite convex ist, so kommen die Spaltöffnungen bei horizontaler Lage des Thallus ebenfalls schief zu liegen, und entgehen leicht der Beobachtung. Regelmässig finden sie sich ferner im Gabelungswinkel der reich verzweigten (*Dendr. Breutelianus* und *crispatus*) Thallomlappen und zwar an beiden Seiten und können an diesen Stellen, da ihre Lage eine minder geneigte ist, viel leichter gesehen werden.

Die Infection der Spaltöffnungen durch Nostoc geschieht nur, so lange sie nahe dem Thallusscheitel gelegen und somit noch mit Schleim erfüllt sind. Ich überzeugte mich, dass die Infection wie es auch Janzewski angibt, durch bewegliche Nostocfäden geschehen kann, welche sich durch die Spaltöffnung in den Intercellularraum hineinbohren und sich dort spiralig einrollen (Fig. 7), ganz so, wie ich es seinerzeit für *Blasia* beschrieben habe, wo der Nostocfaden sich um die in die Höhle des Blattrohres hineinragende Keulenpapille oft in mehreren Windungen herumrollt. Ich glaube aber, dass auch einzelne Zellen, die aus Nostocfäden abgetrennt wurden und zufällig in den Intercellularraum gelangen, zur Bildung einer endophyten Nostocolonie Veranlassung geben können. Ich fand nämlich nicht selten in schon geschlossenen Spaltöffnungen einige wenige isolirte oder selbst nur eine einzige Nostoczelle, die sich von den sonst in Schnüren verbundenen vegetativen Zellen in nichts unterschied.

Ist in dieser oder jener Weise die Infection vollzogen, so schliesst sich die Spalte durch Turgescenz, noch mehr aber durch Wachsthum der Schliesszellen, und der Eindringling ist im Intercellularraum gefangen, wo er jedenfalls in dem denselben erfüllenden Schleime ein günstiges Substrat für seine Weiterentwicklung findet. Bevor ich nun die weitere Ausbildung der Nostocolonie und die dadurch bewirkten Veränderungen im Thallus des Wirthes bespreche, sei sogleich hervorgehoben, dass Nostoc diesen Intercellularraum nie verlässt und nie in das umliegende Thallusgewebe eindringt, sondern dass auch an alten Nostocolonien die Umgrenzung derselben der Umgrenzung des nun allerdings ungemein erweiterten Intercellularraumes entspricht.

Nach erfolgter Infection und oft schon vor vollkommener Schliessung der Spalte treten in den Schliesszellen Theilungen ein, in Folge deren endlich eine aus meist 3 Zellschichten gebildete Decke den Intercellularraum nach aussen abschliesst (Fig. 8 und 9). Zu gleicher Zeit erleiden sämmtliche den Infectionsraum umgrenzenden Thalluszellen radiale Theilungen und wachsen in jenen hinein zu Papillen und später zu kürzeren oder längeren Schläuchen aus, die sich auch reichlich verzweigen und durch Querwände in Zellen gliedern, wobei zugleich die zwischen diesen Schläuchen frei bleibenden Räume durch die heranwachsende Nostoccolonie in Besitz genommen werden (Fig. 9).

Bei *Dendroceros*, *Nothotylus* und einigen Arten der Gattung *Anthoceros*, wo die Nostoccolonien in Form grosser Warzen über die Thallusoberfläche hervorragen, sind diese Schläuche häufig auch in älteren Colonien erhalten, und lassen sich mit ihren Verzweigungen von ihrem Ursprunge an verfolgen. Dies gelingt jedoch nicht bei unseren einheimischen *Anthoceros*, wo dieselben sehr kurzgliedrig werden und untereinander zu einer Art Pseudoparenchym zusammentreten. In Jugendstadien gelingt aber auch hier die Darstellung kurzer, von der Wand des Intercellularraumes ausgehender Schläuche (Fig. 9).

Der Nachweis, dass die in der Nostoccolonie eingebetteten Thalluszellen unter sich in Form vielfach verästelter und verzweigter Schläuche zusammenhängen, und dass diese der Wandfläche des Intercellularraumes entspringen, ist ungemein schwierig; hat man aber einmal den wahren Sachverhalt erkannt, so kann man an fast jedem guten Schnitte neue Beweise für die Richtigkeit dieser Anschauung beibringen. Mit dem Isoliren der Nostoccolonien und dem Zerdrücken derselben — was bei *Blasia* so gute Dienste leistet — kommt man hier nicht zum Ziele, da selbstverständlich bei jeder Präparation die die Colonie umgrenzenden Thalluszellen mit herausgerissen werden und nach erfolgtem Zerdrücken das Bild undeutlich machen. Am besten gelang es mir in der Weise, dass ich ziemlich dünne Schnitte nach dem Schulze'schen Macerationsverfahren (allerdings nur auf eine ganz kurze Zeit) behandelte, dann in reines Wasser legte und durch vorsichtiges Betupfen mit einem zarten Pinsel von den durch dies Verfahren isolirten Nostoczellen reinigte, und

die so erkennbar werdenden Schläuche mit Cl. Z. J. blau färbte. Bei unseren Anthocerosarten sind die Schläuche nach dieser Behandlung häufig aufgelöst, bei *Anth. Vicentianus* aber sind sie viel widerstandsfähiger und besonders bei Dendrocerosarten lassen sie sich auf diese Weise ganz leicht isoliren und zur Darstellung bringen¹ (Fig. 11).

Die Nostoccolonien erscheinen oft fast ganz in den Thallus eingesenkt, in anderen Fällen ragen sie als warzenförmige Erhebungen über die Oberfläche empor. So ist es häufig bei *Nothotylas (valvata)* und namentlich bei *Dendroceros*. Da die Spaltöffnungen bei letzterer Gattung, wie schon erwähnt, auf beiden Thallusseiten auftreten,² findet man auch beiderseits die warzenförmig, oft auch kugelig hervorragenden Nostoccolonien, und es ist wahrscheinlich, dass die der Oberseite öfters mit den ähnlich aussehenden, die Antheridien bergenden Erhebungen, die freilich später an dem Scheitel geöffnet erscheinen, verwechselt wurden.

Ich muss es unentschieden lassen, ob die Nostoccolonien der Anthoceroteen nur durch eine einzige Nostocspecies oder durch verschiedene gebildet werden. Letzteres ist das Wahrscheinlichere, denn die Colonien im Thallus von *Dendroceros* haben bedeutend grössere Zellen, und ich glaube nicht, dass dies Schwankungen innerhalb einer Art sind. Auch ist nicht einzusehen, warum nur eine Nostocart einwandern sollte, da doch,

¹ Diese Behandlung leistet auch für die Darstellung der Schläuche, die die Nostoccolonien in den Blattohren von *Blasia* durchsetzen, vortreffliche Dienste, und man überzeugt sich — worauf mich Prof. Cohn aufmerksam machte — dass in den Schläuchen, namentlich dort, wo sie aus dem in das Blattohr hineinragenden Trichome entspringen, öfters Scheidewände auftreten.

² Bei *D. cichoraceus (Anthoceros cichoraceus* Syn. Hep. pag. 590 n. 20), einer Art, die sich auch in anderen Beziehungen von *Dendroceros* unterscheidet, und vielleicht als Repräsentant einer zwischen *Anthoceros* und *Dendroceros* stehenden Gattung anzusehen ist, finden sie sich nur an der Ventralseite und bleiben, wenn auch kein Nostoc sich angesiedelt hat, auch an älteren Thallustheilen mit bedeutend erweiterter Spalte erhalten und können zwischen dem sehr lockeren und nur stellenweise auftretenden Rhizoidenfilz leicht beobachtet werden. Auch bei dieser Pflanze lassen sich die die Nostoccolonien durchsetzenden Schläuche — oft schon durch einfaches Zerdrücken — leicht zur Anschauung bringen.

wie ich gleich erwähnen will, auch andere Organismen die Schleimhöhlen bewohnen. So findet man schon bei *Nothotylas* häufig genug Diatomaceen in denselben, welche öfters die ganze Höhle dicht erfüllen und gewiss nicht sämmtlich eingewandert waren, sondern wohl von einzelnen eingewanderten abstammen. Bei *Anth. Vicentianus* fand ich in den Höhlen sehr häufig und häufiger als die Nostoccolonien eine *Grammatophora*, oft in der Zahl von mehreren Individuen, doch war in diesen wie auch in den früheren Fällen die Spalte nicht geschlossen, sondern noch mehr erweitert. Bei derselben Art fand sich, wiewohl seltener, auch eine *Oscillaria*, die in zahlreichen uhrfederförmig eingerollten Fäden den Intercellularraum erfüllte. Auch in diesem Falle war die Spalte nicht geschlossen, sondern ungemein erweitert. Es verdient ferner wohl bemerkt zu werden, dass es weder in diesem Falle, noch dort, wo Diatomaceen oder andere kleine pflanzliche Organismen in die Schleimhöhle gelangen, zur Bildung wandbürtiger Schläuche kommt, deren Entwicklung, wie es scheint, also nur durch Nostoc angeregt wird.¹

In älteren Nostoccolonien findet man öfters, wohl nur als zufällig auftretenden Bestandtheil, zarte Hyphen eines Pilzes, die beim Zerdrücken jener leicht zur Darstellung gebracht werden können. Es liegt in diesem Vorkommen nichts Auffallendes, da ja fast regelmässig ältere Thallustheile von Pilzmycelien durchwuchert werden, und somit leicht auch die Nostoccolonien angegriffen werden können.

¹ Die Wirkung der Nostocgallerte auf die den Intercellularraum abgrenzenden Zellwände, durch welche diese zum Auswachsen angeregt werden, dürfte wohl auf mechanischen Reiz zurückzuführen sein, insofern nämlich auch hier die Berührung des heterogenen Körpers anregend wirke, in ähnlicher Weise, wie es in vielen Fällen für die Rhizoidenbildung nachgewiesen ist.

Erklärung der Tafel.

- Fig. 1. (350). Oberflächenansicht der Ventralseite eines Thallusseitels von *Anthoceros laevis* mit zwei Spaltöffnungen.
- Fig. 2. (350). Spaltöffnungen von einem anderen Thallus derselben Pflanze. Die links liegende mit stark in die Quere gezogener Spalte; die rechtseitige noch sehr jung. Der punktirte Kreis zeigt die Umgrenzung des Intercellularraumes. Die Pfeile zeigen nach den benachbarten Scheiteln.
- Fig. 3. (350). Eine andere Spaltöffnung nahe dem Scheitel mit zahlreichen (secundären) Theilungen in den beiden Schliesszellen.
- Fig. 4. (350). Querschnitt durch eine Spaltöffnung, deren Entwicklungszustand dem der in Fig. 1 dargestellten entspricht. Den Intercellularraum begrenzt bei dieser Ansicht nach Innen eine einzige (der zweiten Zellschicht angehörige) Zelle. In darauf senkrechter Richtung gesehen gleich das Bild ungefähr dem in Fig. 5 dargestellten.
- Fig. 5. (350). Querschnitt einer Spaltöffnung von *Anthoceros Vicentianus*.
- Fig. 6. (540). Querschnitt durch den Thallusrand von *Dendroceros crispatus* (nahe dem Scheitel) mit einer Spaltöffnung an der Dorsalfäche. Die mächtige Cuticula setzt sich in den Intereellularraum hinein fort.
- Fig. 7. (350). Querschnitt durch eine mit Nostoc inficirte Spaltöffnung von *Anthoceros Vicentianus*. Ein Ende des Nostocfadens sieht aus der Spalte hervor.
- Fig. 8. (540). Eine inficirte Spaltöffnung von *Anthoceros Vicentianus* :
a) in Ansicht auf die Oberfläche. In jeder der Schliesszellen hat eine secundäre Theilung stattgefunden. Der punktirte Kreis zeigt die Umgrenzung der Nostoccolonie bei tieferer Einstellung.
b) Optischer Durchschnitt in der Linie $x-y$, gesehen in der Richtung des Pfeiles α .
- Fig. 9. (350). Durchschnitt durch eine junge Nostoccolonie im Thallus von *Anthoceros laevis*.
- Fig. 10. (350). Durchschnitt durch eine sehr weite Spaltöffnung im Thallus von *Anthoceros Vicentianus*. Der Intereellularraum ist erfüllt mit anorganischen Körnern und Bacterienformen.
- Fig. 11. (350). Schläuche aus älteren Nostoccolonien; *a* und *b* von *Dendroceros Breutelianus*, *c* von *Anthoceros Vicentianus*. (Nach Erwärmen in Kalilauge durch Zerdrücken der Colonien isolirt.)